动 物 学 研 究 2001, Oct. 22 (5): 383～387 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

红螯螯虾胚胎发育的研究：Ⅱ. 消化系统的发生

孟凡丽 赵云龙 陈立侨 顾志敏 徐谷星 刘启文
（华东师范大学生物学系 上海 200062） （浙江省淡水水产研究所 湖州 313001）

摘要：应用组织切片技术，研究了红螯螯虾胚胎发育过程中消化系统的发生。红螯螯虾的消化系统由前肠、中肠和后肠3部分组成，前肠和后肠由外胚层形成，而中肠源自原肠期由胚胎表面向囊胚内迁移的中内胚层细胞团。前无节幼体期前肠开始发生，至后无节幼体期先后形成口道、食道和胃等结构；中肠起始于后无节幼体期的次级卵黄锥，包括管状中肠和1对囊状消化腺－中肠腺；后肠端部是前无节幼体期形成的肛道，肛道不断向胚胎前端延伸逐渐形成后肠。

关键词：红螯螯虾；胚胎发育；消化系统
中图分类号：Q959.223⁺.63，Q954.48 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853(2001)05－0383－05

目前，国内外对甲壳动物胚胎发育过程中内部器官、系统的发生研究不太多见（堵南山等，1992；赵云龙等，1998），而红螯螯虾（*Cherax quadricarinatus*）该领域的研究则尚属空白。作者采用组织切片技术，详细观察了红螯螯虾胚胎消化系统的形态发生过程，旨在为该物种更为深入、系统的发育生物学研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材 料

性成熟亲虾于1997年10月～1998年4月取自浙江省淡水水产研究所。选择个体大、体质健壮、附肢完整的成虾做亲体，按雌雄性2∶1放在28℃的恒温水族缸（30 cm×40 cm×50 cm）内交配待产。饲养用水为经充分曝气的自来水。每天17：00投喂虾蟹复合饲料或剪碎的新鲜螺蛳肉、小杂鱼，于第2天上午8：00吸去粪便、残饵等，并添加少量饲养用水。雌虾抱卵后，移去雄虾，将雌虾单独饲养。

1.2 方 法

根据外形特征，将红螯螯虾的整个胚胎发育过程分为8个时期：受精卵、卵裂期、囊胚期、原肠期、前无节幼体期、后无节幼体期、复眼色素形成期及孵化准备期（孟凡丽，2000）。胚胎发育早期每隔6 h取样1次，原肠期后每天取样1次，取卵量6～10粒/次。各期所取样品用Bouin's液固定24 h后系列酒精脱水，水杨酸甲酯与二甲苯透明，常规石蜡包埋，用AO－B20切片机切成7 μm的连续切片，伊红－苏木精染色，Olympus显微镜观察并拍照。

2 结 果

2.1 胚胎早期器官原基的发生

红螯螯虾的卵属中黄卵（mesolecithal egg），核位于卵细胞中央。受精后合子核首先进行分裂，分裂核一边继续分裂，一边由受精卵中央呈放射状向卵表移动，到达受精卵内表面后与其周围的细胞质共同形成一无细胞膜结构的类细胞层，此期的胚胎称为囊胚。囊胚后期，细胞膜开始形成，逐渐将核及其周围的细胞质包围形成结构完整的细胞（图1）。

原肠作用开始后，胚胎腹面的部分分裂球体积明显增大，并向囊胚内迁移，其周围的细胞也依次向内移动，形成内移的细胞群，称为中内胚层细胞团（mesendodermal cell group）（图2）。其中大部分细胞成为内胚层细胞，将来发育成消化道中肠部分

收稿日期：2000－10－12；修改稿收到日期：2001－04－30
基金项目：上海市教委基金项目和浙江省九五重点攻关项目资助

的上皮；少数细胞为中胚层细胞，将来形成肌肉、循环系统及生殖系统等。而留在胚胎表面的细胞则为外胚层细胞，由此形成消化系统的前肠和后肠及其他组织。

2.2 消化系统的发生

2.2.1 前肠的发生　前无节幼体期（egg-nauplius stage）相继形成2对触角原基，大触角原基内侧的部分外胚层细胞集中内陷，形成最初的口道（stomodaeum）（图3），即前肠形成的开始。构成口道壁的细胞核椭圆形，细胞整齐地排列成1层。口道前后两端的细胞都在不断地分裂增生。在后无节幼体早期，前端形成口，口缘的细胞分裂速度不均，其中前缘细胞分裂较快，逐渐隆起，并向胚胎后端倾斜形成上唇原基。唇原基细胞不断分裂使上唇原基增大、增厚形成上唇，而下唇很小。同时口道后端也不断向胚胎内延伸形成食道（图4）。食道壁由1~2层柱状上皮细胞组成。后无节幼体期的十三对附肢期，食道末端管壁由2层柱状细胞组成，并向管腔内突出，这就是最初的胃原基。至十八对附肢期时，胃原基膨大成囊状，形成胃。胃壁细胞柱状、排列紧密并向腔内突出（图5）。胃继续发育至复眼色素形成期，胃囊的形状近似倒置的三角形，与食道相连的一段呈管状，管径似食道，但构成两者的管壁结构明显不同。前者的2层管壁细胞排列很不整齐，上下交错，而后者的2层管壁柱状细胞排列整齐（图6）。胃的囊状部分上皮细胞也有2层，但向囊内突出处却由多层细胞组成。胃壁上皮的游离面有明显的纹状缘。至此，前肠发育基本完成。

2.2.2 中肠的发生　后无节幼体期（egg-metanauplius stage）的早期，胚体内弥散状的卵黄逐渐形成放射状，形似囊胚期初级卵黄锥，称为次级卵黄锥（secondary yolk pyramid）（图7）。原肠期内移的部分内胚层细胞穿过卵黄逐渐向胚胎内表面移动，包围卵黄形成卵黄囊。随着胚胎发育的进行，卵黄作为营养物质不断被吸收，卵黄囊收缩变小，其周围的囊壁细胞逐渐集中，在复眼色素形成初期形成管状中肠（mid-gut）（图8）。中肠不断向两端延长，直到分别与前后肠相连。同前肠与后肠相比，中肠壁由多核细胞组成，细胞间排列相对疏松，管腔直径比较大，内壁突起丰富，纹状缘发达。

后无节幼体期胚体内的内胚层细胞除形成中肠外，还有一部分包裹着未被充分吸收的卵黄在胃两侧形成1对对称分布的肝原基（hepatic rudiment）（图9~10）。肝原基内卵黄吸收较慢，至胚胎孵化出膜时仍有部分卵黄残存。复眼色素形成初期来自中胚层的一小团肌细胞在肝原基囊壁外层形成肌肉层。直到胚胎发育结束，肝结构尚未发育完善。

2.2.3 后肠的发生　前无节幼体期胸腹突末端中部的外胚层细胞集中向内凹陷形成管状肛道（proctodaeum）。肛道不断向胚胎前端延伸，在后无节幼体期早期开始形成后肠（图11）。后肠初期肠壁细胞排列疏散，管腔直径较大。随着胚胎发育的进行，肠壁细胞排列逐渐紧密，管腔直径缩小。管壁由1~2层柱状细胞组成，部分细胞慢慢向腔内突出，复眼色素形成初期后肠管腔内形成6个嵴，其横切面呈现规则的三角形（图12）。此时后肠的结构发育基本完成。

3 讨 论

3.1 卵裂方式

Anderson（1982）认为甲壳动物的卵裂方式是一个不断进化的过程，由较为原始的螺旋式卵裂到等裂式全裂，再到典型的表面卵裂。红螯螯虾为甲壳动物中较高等的种类，其卵裂方式同曲漱惠等（1980）所述螯虾卵裂形式相似，为典型的表面卵裂，但在受精卵核分裂的过程中，表面没有出现明显的分裂沟。而十足目的另一些种类如罗氏沼虾（赵云龙等，1998）、脊尾白虾（王绪峨，1989）、青虾（张建森等，1965）等的卵裂方式虽然也属表面卵裂，但仍有螺旋卵裂的特征，分裂球呈螺旋形排列，在细胞核分裂的初期，可在受精卵表面观察到明显的分裂沟。

3.2 原肠的发生

红螯螯虾以移入（inmigration）方式形成原肠胚。原肠作用开始时，受精卵的部分细胞首先由胚胎表面向内移入，其周围的细胞也慢慢地向卵黄内迁移。在移动的过程中，细胞不断分裂，形成一囊状细胞群。多数内移的细胞穿过卵黄并且包围卵黄，将来逐渐发育成中肠及中肠腺原基，少数中胚层端细胞存在于外胚层与内胚层之间，将来可能会形成心脏、肌肉等结构。这种结果同河蟹（堵南山等，1992）、长臂虾（曲漱惠等，1980）相似，而不同于对虾（Hudinaga，1942）、罗氏沼虾（赵云龙等，1998），其以内陷方式形成原肠胚。

目前还没有发现十足目动物的卵裂方式与其原

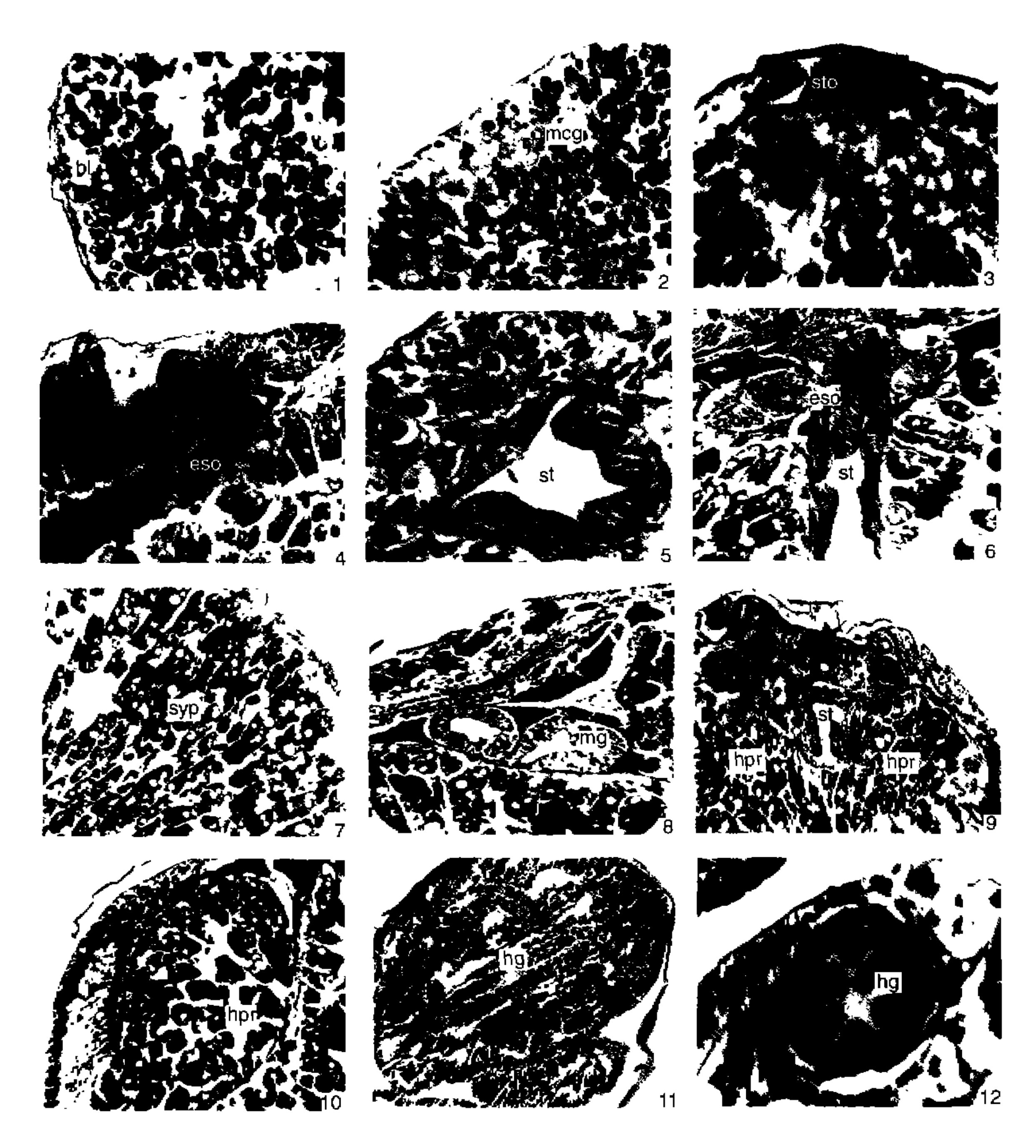


图 1～12　红螯螯虾消化系统的发生

Fig. 1－12　Development of digestive system in redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*

1．囊胚期的分裂球，横切面［blastomere (bl)，transverse section］×150；2　原肠期中内胚层细胞团，横切面［mesendodermal cell group (mcg)，transverse section］×150；3．前无节幼体期口道，纵切面［stomodeaum (sto)，longitudinal section］×300；4．后无节幼体期食道．纵切面［esophagus (eso)，longitudinal section］×150；5　后无节幼体期胃，横切面［stomach (st)，transverse section］×250；6．后无节幼体期胃与食道，纵切面（stomach and esphagu，longitudinal section）×150；7．后无节幼体期次级卵黄锥，横切面［secondary yolk pyramid (syp)，transverse section］×150；8　复眼色素形成期中肠，横切面［mid-gut (mg)，transverse section］×150；9．后无节幼体期肝原基，横切面［hepatic rudiment (hpr)，transverse section］×150；10．后无节幼体期肝原基，横切面（hepatic rudiment、transverse section）×250；11．后无节幼体期后肠．纵切面［hind-gut (hg)，longitudinal section］×150；12．复眼色素形成期后肠，横切面（hind-gut，transverse section）×400．

肠发生的形式之间存在规律性的联系。例如，红螯螯虾的卵裂形式与螯虾都是典型的表面卵裂，但是前者以移入方式形成原肠胚；后者则以内陷方式形成原肠胚。与此类似，长臂虾在卵裂方式上属于较低级的表面卵裂，对虾为等裂式全裂，但它们都以内陷方式形成原肠胚。

3.3 消化系统

红螯螯虾的消化系统同其他甲壳动物相似，由3部分组成，包括前肠、中肠和后肠。前肠由口、食道、胃组成，来源于前无节幼体期外胚层细胞内移形成的口道。口道不断向胚体背侧的卵黄内延伸，首先形成食道，单层管壁细胞的细胞核位于外缘，不久食道下端管壁出现2层细胞，细胞核位于细胞近中央部，与随后出现的囊状胃壁细胞相似，同构成食道壁细胞略有不同，因此作者认为这也应是胃的一部分。

同前肠和后肠相比，中肠有几个明显的特点：①中肠是由原肠期内移的内胚层细胞发育而来，前肠和后肠皆源于外胚层细胞；②中肠是消化系统中最长的一段，它在胚胎腹中迂回分布；③中肠在后无节幼体期才开始形成，而前肠和后肠的部分结构（如口道和肛道）则在前无节幼体期就已出现。另外，内胚层细胞除了发育成中肠外，还有一部分包裹着未被充分吸收的卵黄形成1对囊状的肝原基，它们位于胃的两侧。从来源上说，红螯螯虾胚胎的肝原基并非由中肠分化而来，而是与中肠平行发生，这与多数甲壳动物由中肠的突出物形成（堵南山，1987）不同，至于其在幼体及成体中的发育情况还有待于进一步研究。

红螯螯虾后肠的显著特点是管腔内形成6个规则的三角形脊（图10），这种结构与昆虫纲动物的后肠上的直肠垫相似（刘凌和郑光美，1997）。脊的存在增大了后肠管壁的表面积，可能有助于后肠充分地吸收回排泄物中的水分及其他有用物质。

致　谢　本文得到华东师范大学生物学系赖伟教授指正，特此致谢。

参 考 文 献

Anderson D T, 1982. The Biology of Crustacea. Vol 2: Embryology[M]. New York: Academic Press. 1－41.

Du N S, 1987. Carcinology（Ⅰ）[M]. Beijing: Science Press. 21－50. [堵南山，1987. 甲壳动物学(上册). 北京：科学出版社. 21～50.]

Du N S, Zhao Y L, Lai W, 1992. A study on the embryonic development of the Chinese Mitten-banded Crab, *Eriocheir sinensis*（Crustacea: Decapoda）[A]. In: The Chinese Crustacean Society. Transactions of the Chinese Crustacean Society（No. 3）[C]. Qingdao: Qingdao Ocean University Press. 128－135. [堵南山，赵云龙，赖　伟，1992. 中华绒螯蟹胚胎发育的研究. 甲壳动物学会主编. 甲壳动物学论文集(第三辑). 青岛：青岛海洋大学出版社. 128～135.]

Hudinaga M, 1942. Reproduction, development and rearing of the *Penaeus japonicus* Bate[J]. *Japanese Journal of Zoology*, 10(1): 305－389.

Liu L Y, Zheng G M, 1997. General Zoology[M]. Beijing: Higher Education Press. 269. [刘凌云，郑光美，1997. 普通动物学[M]. 北京：高等教育出版社. 269.]

Meng F L, Zhao Y L, Chen L Q *et al*, 2000. The study on the embryonic development of *Cherax quadricarinatus*: Ⅰ. Morphogenesis of external structures of embryo[J]. *Zool. Res.*, 21(6): 468－472. [孟凡丽，赵云龙，陈立侨等，2000. 红螯螯虾胚胎发育的研究Ⅰ. 胚胎外部结构的形态发生[J]. 动物学研究，21(6): 468～472.]

Qu S Hang, Li Y J, Hang Z *et al*, 1980. Animal Embryology[M]. Beijing: People Education Press, 84－114. [曲漱惠，李永嘉，黄　浙等，1980. 动物胚胎学. 北京：人民教育出版社. 84～114.]

Wang X O, 1989. Early embryonic development on the *Exopalaemon carinicauda*（Holthuts）and relation of its incubation with temperature and salinity[J]. *Journal of Fisheries of China*, 13(1): 59－64. [王绪峨，1989. 脊尾白虾早期胚胎发育以及温度、盐度与其孵化的关系. 水产学报，13(1): 59～64.]

Zhang J S, Li W J, Jiang J W *et al*, 1965. A preliminary study on the reproduction and development of *Macrobrachium nipponense*（Crustacea, Decapod）[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 7(4): 181－185. [张建森，李文杰，蒋金文等，1965. 关于青虾繁殖和发育的初步研究. 动物学杂志，7(4): 181～185.]

Zhao Y L, Wang Q, Lai W *et al*, 1998. Embryonic development of the Giant Freshwater Prawn, *Macrobrachium rosenbergii*（Crustacea, Decapod）: Ⅱ The formation of the primary organ rudiment and development of the digestive system[J]. *Journal of Ocean Science*, 5: 49－52. [赵云龙，王　群，赖　伟等，1998. 罗氏沼虾胚胎发育研究Ⅱ. 原始器官原基形成和消化系统的发生. 海洋科学，5: 49～52.]

动 物 学 研 究 2001, Oct. 22 (5): 387~391 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

云南横脊叶蝉亚科三新种记述
(同翅目: 叶蝉科)

李子忠 汪廉敏
(贵州大学昆虫研究所 贵阳 550025)

摘要: 记述了采自云南的横脊叶蝉亚科 Evacanthinae, 斜脊叶蝉属 *Bundera* Distant 2 新种, 即红条斜脊叶蝉 *B. rufistriana* sp.nov. 和透斑斜脊叶蝉 *B. pellucida* sp.nov., 以及角突叶蝉属 *Taperus* Li *et* Wang 1 新种, 即兰坪角突叶蝉 *T. lanpingensis* sp.nov.。模式标本保存在贵州大学昆虫研究所。

关键词: 同翅目; 叶蝉科; 横脊叶蝉亚科; 斜脊叶蝉属; 角突叶蝉属; 新种
中图分类号: Q969.36⁺2.1 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(2001)05-0387-05

1 红条斜脊叶蝉, 新种 *Bundera rufistriana* Li *et* Wang, sp.nov. (图 1)

体连翅长: 雄虫 6.0~6.2 mm, 雌虫 6.2~6.5 mm。

头冠前端成钝角突出, 冠部隆起, 中央有 1 纵脊, 两侧于复眼内缘亦具向前延伸的斜脊, 并于头冠顶端与中纵脊成箭状连接; 单眼位于斜脊外侧, 与复眼和头冠顶端之距近似相等; 额唇基纵向隆起, 中央有 1 纵脊, 两侧有横印痕列; 前唇基由基至端渐狭, 中域两侧内缢。前胸背板较头部宽, 中长与头冠长近似相等, 具细弱横皱; 小盾片三角形, 横刻痕弧弯

收稿日期: 2001-03-28; 修改稿收到日期: 2001-04-30
基金项目: 贵州省科研基金资助

(上接第 386 页)

Embryonic Development of Redclaw Crayfish *Cherax quadricarinatus*: Ⅱ. Development of Digestive System

MENG Fan-Li ZHAO Yun-Long CHEN Li-Qiao
(*Department of Biology, East China Normal University, Shanghai 200062, China*)
GU Zhi-Min XU Gu-Xing LIU Qi-Wen
(*Zhejiang Institute of Freshwater Fisheries, Huzhou 313001, China*)

Abstract: This paper describes the genesis of the digestive system of the redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*. The digestive system consists of three parts: fore-gut, mid-gut and hind-gut. The fore-gut and hind-gut origin from the ectoderm, and the mid-gut derives from the mesendodermal cell group. The fore-gut begins to form at the egg-nauplius stage and is made up by stomodaeum, esophagus and stomach; the mid-gut genesis at the egg-metanauplius stage and contains a mid-gut and a pair of hepatic rudiments; the hind-gut starts at the same time as the fore-gut to form the protodaeum which lies in the end of it.

Key words: *Cherax quadricarinatus*; Embryonic development; Digestive system